Die Aulax-Gallen auf Hieracium-Arten.

Inaugural-Dissertation

der Hohen philosophischen Fakultät

der Grossherzogl. Landesuniversität Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt

von

Paul Skrzipietz

Apotheker.

BRESLAU 1900.

Anton Schreiber, Breslau, Albrechtsstrasse 20.

Referent:

Professor Dr. FALKENBERG, Rostock.

Seinem hochverehrten Lehrer

Herrn Geheimen Regierungsrat

Professor Dr. Th. Poleck

gewidmet

vom Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552717_0058

Einleitung.

In der durch ihren Formenreichtum so überaus interessanten Gattung *Hieracium* findet man sehr oft einzelne Individuen, die durch verschiedene, auf ihnen lebende, tierische Parasiten in ihrer Ausbildung mehr oder weniger stark geschädigt wurden. Dies giebt sich schon äusserlich durch die mannigfachste Formänderung und Umgestaltung der betreffenden, von Parasiten befallenen Organe kund; es gelangen, allgemein gesagt, verschiedenartigste Zoocecidien zur Entwicklung.

Ich erinnere zum Beispiel an die durch eine Blattlaus, *Aphis Hieracii Kalt.*[1]), an *Hieracium murorum L.* und *Hieracium Pilosella L.* verursachten Längsrollungen der Wurzelblätter.

Bedeutendere Missbildungen werden schon von Cynipiden, den sogenannten Gallwespen, verursacht, je nachdem sie Blütenköpfchen oder Blätter befallen. So findet man aufgedunsene Blütenköpfchen an *Hieracium boreale Fr.*[2]), rotgefärbte Blasengallen an den Blättern von *Hieracium murorum L.*[3]), *umbellatum* und *vulgatum Fr.*[4]), bauchig aufgetriebene Endblättchen, welche infolge Zusammenneigens

---

[1]) Hieronymus: „Beiträge zur Kenntnis der Europäischen Zoocecidien." Ergänzungsheft zum 68. Jahresber. d. Schles. Ges. für vaterl. Kultur. Breslau 1890. p. 112.

[2]—[4]) Hieronymus: l. c. p. 142—144.

gleichsam eine Tasche bilden, an *Hieracium boreale Fr.* und *umbellatum L.*[1]) oder endlich einkammerige Anschwellungen der Mittelrippe an den Blättern von *Hieracium pratense Tausch*[2]).

Die durch ihre Form und Grösse auffallendsten, sowie auch in anatomischer Hinsicht merkwürdigsten Cecidien, sind jedoch unstreitig die durch *Aulax Hieracii Bouché* erzeugten Stengelanschwellungen.

Von HIERONYMUS[3]) werden folgende Hieracium-Arten als Träger letzterer Stengelgallen angeführt:

H. boreale Fries,
H. tridentatum Fries,
H. murorum L.,
H. umbellatum L.,
H. vulgatum Fries.

Die Aulax-Gallen an *H* sind bereits Gegenstand einer eingehenden Untersuchung durch BEYERINCK[4]) gewesen. Jedoch beschränkt sich dieser Forscher in dem anatomischen Teil seiner Abhandlung hauptsächlich darauf, die ersten Entwicklungszustände, entsprechend dem Hauptzweck seiner ganzen, sehr umfangreichen Arbeit, festzustellen, während er den Bau reifer Gallen nur ganz kurz beschreibt und die so vielfach auftretende Veränderlichkeit im Bau nicht näher erwähnt. Auch anderweitig werden die anatomischen Verhältnisse dieser Stengelgallen nur ganz kurz behandelt, wie zum Beispiel von HIERONYMUS[5]) und KÜSTENMACHER[6]).

[1—2]) HIERONYMUS: l. c. p. 142—144.

[3]) HIERONYMUS: l. c. p. 196—97.

[4]) BEYERINCK: „Beobachtungen über d. erste Entw. einiger Cynipiden." Amsterdam 1882. p. 45—55.

[5]) HIERONYMUS: l. c. p. 196.

[6]) KÜSTENMACHER: „Beiträge zur Kenntnis der Gallenbildungen mit Berücksichtigung des Gerbstoffs." Pringsh. Jahrb. 1894. XXVI. p. 148—49.

B. FRANK schreibt in seinem Lehrbuche[1]) Folgendes: „*Aulax Hieracii Bouché* bringt an den Stengeln mehrerer Hieracium-Arten, am häufigsten an *H. murorum* und *silvaticum* eine ungefähr kugelige, bis 2 cm im Durchmesser grosse, mehr oder weniger dicht behaarte Galle hervor. Diese besteht aus dem weissen, schwammigen, stark vergrösserten Stengelmarke, in welchem zahlreiche, runde Larvenkammern, jede von holziger Schutzschicht umgeben, bis in die Mitte zerstreut liegen, und wobei die Gefässbündel durch Verschiebung und durch Verzweigung regellose Stellung haben."

KERNER[2]) endlich führt in dem Abschnitt über zusammengesetzte Gallen, speciell über die sogenannten Knopper-Gallen, als Beispiel neben anderen, auch die Aulax-Gallen von *H. murorum, silvaticum* und *tridentatum* auf und schliesst den betreffenden Absatz mit folgenden Worten:

„Die bekannteste und verbreitetste der hierher gehörigen Formen[3]), jene an den genannten Habichtskräutern, stellt knollige Auftreibungen des Stengels dar. In dem vergrösserten Stengelmarke sind die Larvenkammern eingeschaltet; der Gefässbündelring, der vielfache Verschiebung erfahren hat, bildet die Schutzschicht, und die Rinde des befallenen Stengelteiles die Rindenschicht der Galle. Die Oberhaut ist auffallend stark behaart."

Die vorliegende Arbeit bezweckt, eine Darstellung der anatomischen Verhältnisse fertig ausgebildeter, reifer Aulax-Gallen an den oben erwähnten Hieracium-Arten zu geben.

---

[1]) B. FRANK: „Die tierparasitären Krankheiten der Pflanzen." 2. Aufl. 1896. p. 223.

[2]) KERNER: „Pflanzenleben." 2. Bd. 1898. p. 486—87.

[3]) d. h. zu den sog. Knopper-Gallen gehörig. Form.

I. Allgemeine morphologische Verhältnisse.

In Grösse und Form zeigen die Aulax-Gallen eine bemerkenswerte Mannigfaltigkeit, die sowohl durch die Stellung am Stengel, als auch durch die Anzahl und Lage der in ihnen enthaltenen Larvenkammern wesentlich bedingt wird.

Im allgemeinen sind die Gallen an grösseren Hieracium-Arten und kräftigeren Individuen stärker entwickelt, als an kleineren Species oder schwächeren Pflanzen. Schon durch den Stich der Gallwespe wird ein eigentümlich wirkender Reiz auf die befallene Pflanze ausgeübt, demzufolge die der Stichstelle benachbarten Zellen zur gesteigerten Teilung angeregt werden.

Die Reizwirkung[1]) wird aber offenbar in einem weit höheren Masse noch gesteigert durch die innerhalb des jungen Stengelteils abgelegten Eier, beziehungsweise durch die sich aus den letzteren entwickelnden Larven.

Die Reizwirkung erstreckt sich ziemlich gleichmässig nach allen Richtungen um das Ei resp. die Larve herum, und es können selbst Zellen in einer ziemlich bedeutenden Entfernung von der Larve zur Teilung angeregt werden.

Da das in nächster Nähe des Eies beziehungsweise der Larve befindliche Gewebe in einem teilungsfähigen Zustande verharrt, wird naturgemäss die Stoffzufuhr nach diesem Teil

[1]) Kerner: l. c. p. 496—97.

eine weit stärkere sein, als nach den übrigen Organteilen, die bald in Dauerzustand übergehen. Dass ein Verbrauch an plastischen Stoffen für den Aufbau der Galle in hohem Masse stattfindet, und diese Stoffe anderen Organen der Pflanze entzogen werden, ergiebt sich schon ohne weiteres aus der Betrachtung, dass die Galle oberwärts sehr oft in einen gegen den unterhalb der Galle befindlichen Stengelteil sehr verkümmerten Achsenfortsatz übergeht. Wenn jedoch die Pflanze unter günstigen Ernährungsverhältnissen vegetiert, so wird sie trotz der grossen Abgabe von Nahrungsstoffen an die Galle immer noch den oberhalb der Galle befindlichen Achsenteil ausreichend versorgen können, und man sieht dann die oberhalb der Galle befindlichen Sprosse, ebenso stark entwickelt, wie an einer normalen Pflanze.

Infolge der Zellvermehrung wird nicht nur das Leitungsgewebe, sondern auch das Markgewebe verändert, was sich vor allem durch eine vom normalen Stengel sehr abweichende Form, nämlich durch eine mehr oder weniger kugelförmige Verdickung des Stengels kundgiebt.

Sehr selten findet man innerhalb einer Verdickung, die dann gewöhnlich klein bleibt, nur eine Larvenkammer; meistenteils sind deren mehrere bis zahlreiche vorhanden, und die Verdickung erscheint von bedeutender Grösse. Finden sich mehrere Gallenkammern, stets durch wenige Zelllagen von einander getrennt, ziemlich central dem Markgewebe eingebettet, so zeigt die Verdickung eine mehr kugelförmige Gestalt; liegen dagegen mehrere Gallenkammern über einander reihenförmig angeordnet, so ist die Form eine mehr walzenförmige bis keulenförmige. Ausserdem kommen noch einseitig entwickelte Stengelverdickungen vor, wenn sich die Larven mehr excentrisch im Markgewebe in unmittelbarer Nähe der primären Gefässbündel angesiedelt haben. Es ergiebt sich in diesem Falle oft eine beutel-

förmige, einseitige Wucherung, während auf der entgegengesetzten Seite der Stengel so gut wie gar nicht umgebildet erscheint. Vielfach ist dann auch der Stengel an dieser Stelle stark gekrümmt.

Als Folge des anormalen Wachstums innerhalb der Galle ist endlich auch die oftmals sowohl unterhalb, wie oberhalb der Verdickung beobachtete Drehung des sonst im übrigen normalen Stengels aufzufassen.

Die auf den verschiedenen Arten der Gattung *Hieracium* vorkommenden Gallenverdickungen kann man in ihrer äusseren Form nicht scharf von einander unterscheiden. Im allgemeinen sind die Gallen auf *H. vulgatum* etwas kleiner ausgebildet und gewöhnlich mit einem reichen Haarfilz bedeckt. Ausser Stengel-Gallen kommen hier ziemlich häufig Achselspross-Gallen, sowie terminale Gallen vor. Die letzteren gehen entweder direkt in starke Auftreibungen der Blütenachsen über, oder man sieht mehrere, gewöhnlich stark verkümmerte Blütenköpfchen der Verdickung aufsitzen. Meistenteils sind die Gallen an *H. vulgatum* nur wenig verholzt, sie bestehen vielmehr der Hauptsache nach aus weichen Parenchymmassen. Die Epidermis ist durch eine sehr stark entwickelte Haarbekleidung ausgezeichnet. Wenn die Verdickung mehr einseitig am Stengel erfolgt, so ist auch stets nur die Auftreibung selbst stark behaart. Die Grösse der Gallen richtet sich wie bei den übrigen Hieracium-Arten vorzugsweise nach der Anzahl der in denselben zur Entwicklung gelangten Larvenkammern, deren Inneres stets nur von je einer Larve bewohnt wird. Die von mir untersuchten Stengelgallen wiesen nur sehr vereinzelte Blätter auf, welche jedoch noch ziemlich normal gebaut waren.

Auf *H. umbellatum* sind die Gallen der Regel nach kräftiger entwickelt, als auf *H. vulgatum*; sie sind ebenfalls kugelförmig bis walzenförmig oder keulenförmig von Gestalt

und erreichen oft eine Länge von 5 cm. Bisweilen werden sie noch grösser, wenn zwei auf einander folgende Gallen in einander übergehen. Sie unterscheiden sich hauptsächlich gegen die auf *H. vulgatum* auftretenden dadurch, dass sie nur eine ganz schwache, mit blossem Auge kaum erkennbare Behaarung zeigen und im allgemeinen bedeutend fester gebaut sind. Vielfach ist der Stengel unterhalb wie oberhalb der Verdickung gedreht und infolge einseitiger, längs verlaufender Gallenwucherung stark gekrümmt. Blätter werden in einer verhältnismässig grösseren Zahl ausgegliedert, als auf den Gallen des *H. vulgatum*.

Ein von mir untersuchtes Exemplar zeigte eine Terminalgalle, welche durch eine einseitige Wucherung halbmondförmig gekrümmt war und auf der Wucherung einen sehr starken Haarbelag, aus steifen Haaren bestehend, hervorbrachte. Die Spitze war von einem Blätterschopf gekrönt, dagegen unterblieb die Ausbildung der Blütenköpfchen. In den Blattachseln der Gallen entwickeln sich auch hier öfters Seitenglieder, die im Verhältnis zu normalen Seitengliedern eine sehr schwache Ausbildung erfahren. Die diese Seitenglieder krönenden Blütenköpfchen können bald normal, bald aber auch sehr reduziert ausgebildet werden.

Die Gallen auf *H. tridentatum* schliessen sich in ihrer äusseren Form zunächst denen von *H. umbellatum* an; sie erreichen ebenfalls eine bedeutende Grösse, haben eine mehr walzenförmige bis keulenförmige Gestalt und gliedern gewöhnlich noch mehrere Blütenköpfchen tragende Seitenzweige aus. Sie sind mehr oder weniger stark behaart, jedoch sieht man hier die Behaarung nicht gleichmässig über die Gallenoberfläche verbreitet. Die aus der Galle entspringenden Seitenglieder stehen in der Achsel von Blättern, die sehr reduziert sind und vielfach mit stark verbreitertem Grunde in die Gallenoberfläche übergehen.

Nach BEYERINCK[1]) verläuft der zeitliche Entwicklungsgang der Gallen im allgemeinen folgendermassen: Ende Mai oder Anfang Juni legt die Wespe ihre Eier in den jungen Stengel, der bald darauf deutlich anzuschwellen beginnt. Gegen Ende Juli sind die Gallen bereits ausgewachsen. Die Larven überwintern in den Larvenkammern, worauf im Frühjahr, etwa im Mai, die jungen Wespen durch runde Bohrlöcher ausschlüpfen. Bald nach der Begattung suchen die Weibchen passende Stellen an Hieracienpflanzen zur Ablage der Eier auf.

[1]) BEYERINCK: Vergl. l. c. § 1 und 2.

II. Blütenverhältnisse.

A. Blüten-Reduction.

Nicht nur die oberhalb der Gallenverdickung befindlichen Stengelteile sind in ihrer weiteren Entwicklung auf Kosten der Galle beeinträchtigt, sondern es erstreckt sich auch der Einfluss noch auf die Blütenköpfchen. Wenn auch bisweilen völlig normal entwickelte Inflorescenzen angetroffen werden, so ist doch die grössere Zahl derselben mehr oder weniger stark in ihrer Entwicklung gehemmt; sie erreichen nicht mehr die normale Grösse, viele treten nur als rudimentär bleibende Anlagen in der Achsel von Blättern auf.

Nur in seltenen Fällen bestanden die Köpfchen aus Zungenblüten, die bis auf ihre geringere Grösse vollständig normal gebaut waren, also eine fünfzipfelige Lippe, eine normal gebaute Antherenröhre und einen unterständigen von einem Pappus gekrönten Fruchtknoten mit einer Samenanlage besassen.

In anderen Fällen waren in den Köpfchen nur Röhrenblüten vorhanden, die aber im übrigen ebenfalls normal gebaut erschienen. Pollenkörner gelangten hier regelmässig zur Entwicklung. Es wird hier wohl vorzugsweise eine Selbstbestäubung erfolgen, da die Narben aus der Corolla nicht hervorragen, die letztere vielmehr durch Einbiegen ihres Saumes geschlossen bleibt. Die aus solchen immerhin noch wenig veränderten Blüten hervorgegangenen, gleichfalls normal aussehenden Schliessfrüchtchen sollen sich nach BEYERINCK[1]) vereinzelt als keimfähig erwiesen haben.

[1]) BEYERINCK: l. c. § 7.

Aehnliche wohl infolge veränderter Lebensbedingungen auftretende Blütenmissbildungen sind auch anderweitig an Hieracien beobachtet worden, trotzdem deren Wachstum nicht durch Gallenbildungen beeinflusst war. So erwähnt BAIL[1]) für *H. umbellatum L.* und BUCHENAU[2]) für *H. brachiatum Bert.* anormale Blütenköpfchen, in denen die Corollen nicht ligulat, sondern röhrenförmig zur Ausbildung gelangten.

Neben diesen wenig veränderten Blütenköpfchen treten andere auf, die mehr und mehr verkümmert erscheinen und auf den verschiedensten Entwicklungsstadien zurückgeblieben sind. In den Antheren gelangt dann oft gar kein Pollen oder nur solcher noch in Form grösserer, unregelmässig verquollen aussehender, gelbbrauner Massen zur Entwicklung. Gewöhnlich wird auch hier noch ein Pappus, wenn auch oft sehr reduziert, ausgebildet, jedoch können auch in jeder einzelnen Blüte des Köpfchens blattähnliche Schuppen mit stark zerschlitztem Oberteil und reichlicher Behaarung sich ausgliedern; es erfolgt hier also der Uebergang des blattartigen Kelches in einen Pappus.

B. Vergrünung der Blüten.

Die bis jetzt aufgeführten Modificationen kamen nur in solchen Blütenköpfchen vor, die noch mehr oder weniger lang gestielt waren, welche also nur indirekt von der Galle aus durch Entziehung von Nahrungsstoffen geschädigt wurden.

Nur in einem einzigen Falle konnte ich eine vollständige Vergrünung der Blüten eines noch ziemlich lang gestielten Köpfchens an *H. tridentatum* beobachten. Ueberall dort aber, wo die Gallenverdickung in einer Auftreibung der Inflorescenz-

---

[1]) BAIL: Vergl. „Mitteilungen in den Schriften der Naturf. Ges. in Danzig." Bd. VII. 2. Heft. p. 170—71.

[2]) F. BUCHENAU: „Merkwürdige Monstrosität der Blüte von *Hierac. brachiat.*" Abhandl. d. Naturw. Vereins zu Bremen. 1872. Bd. III. Heft 3.

achse selbst besteht, so dass dadurch das Receptaculum direkt auch in Mitleidenschaft gezogen wird, erleiden die Blüten ganz bedeutende Veränderungen. Die Hüllblätter sind dann oft ebenfalls vollständig in die Gallenwucherung übergegangen; hier und da ragen nur noch kleine Reste derselben als freie Schuppen hervor, während der grössere Teil derselben unter gleichzeitiger starker Verbreiterung in der Oberfläche der Galle aufgegangen ist.

Die Blüten solcher, in der Gallenwucherung aufgegangener Köpfchen, gelangen gewöhnlich in einer geringeren Anzahl zur Entwicklung und können vollständig funktionslos geworden sein, was durch eine weitgehende Umwandlung des Androeceums und Gynoeceums bedingt wird.

BEYERINCK[1]) fand zum Beispiel in einzelnen Köpfchen die Kronenblätter unter Erhaltung „ihrer Farbe und Textur", sowie auch die Staubblätter und Fruchtblätter in eine einzige Spirale gelber Blättchen angeordnet. Weiter schreibt derselbe Forscher daselbst:

„Wenn der gallbildende Einfluss nicht auf Blütenspindel und Receptaculum beschränkt bleibt, sondern sich auch über die Blüten selbst ausdehnt, dergestalt, dass diese an der Bildung eines Teiles der Galle mithelfen, so treten in den Blütenkörbchen Blütenvergrünungen auf, welche mehr oder weniger vollständig sein können. Bei leichtgradiger Vergrünung findet man unter dem rudimentären Fruchtknoten bisweilen zwei grüne Vorblätter".

Ich selbst fand in derartigen Köpfchen die mannigfaltigsten Uebergänge von Blütenvergrünung. Allgemein erschien in den vergrünten Blüten der Kelch in Gestalt von fünf oder mehr schuppenförmigen Blättchen, die eine etwa eiförmige, lanzettliche bis spatelförmige Gestalt besassen.

[1]) BEYERINCK: l. c. § 7.

Diese an Stelle des Pappus zur Entwicklung gelangenden Blattgebilde waren auf beiden Seiten reichlich mit starken Haaren, wie langen Zotten-, Köpfchen- oder Sternhaaren bedeckt.

Die Epidermis-Zellen waren durch zahlreiche Spaltöffnungen unterbrochen. Die Nervatur war relativ reich ausgebildet; von einem starken Mittelnerv zweigten sich in verschiedener Richtung Seitennerven ab, die dann weiter mit parallel zum Mittelnerv verlaufenden Seitennerven anastomosierten.

Auf diesen äusseren Blattkreis folgte dann eine aus fünf oder sechs Blättchen verwachsene, auf der einen Seite aber offene Krone, die noch eine grosse Aehnlichkeit mit der Blütenhülle von Hieracium besass. Die Hauptunterschiede gegen eine normale Corolla sind folgende.

Gleichwie in einer normalen Blumenkrone haben die im Sinne der Längsachse gestreckten Epidermiszellen im allgemeinen eine rechteckige Gestalt und greifen mit den gewellten Längswänden zahnartig in einander. Sie treten jedoch infolge stärkerer Wandungen bedeutend mehr hervor und sind durch normal gebaute Spaltöffnungen ziemlich häufig unterbrochen. Ausserdem werden noch Haare, wenn auch in geringer Anzahl, von der Epidermis ausgegliedert. Zudem kommt noch die ziemlich kräftig entwickelte Nervatur. Während in der normalen Corolla gewöhnlich nur entlang der Verwachsungsstelle der Blumenblätter, also unterhalb der Einbuchtungen des Saumes ein Hauptnerv verläuft, der dann sich erst kurz unterhalb der Einbuchtung bogenförmig nach beiden Seiten in zwei Auszweigungen teilt, und je zwei solcher Ausläufer benachbarter Hauptnerven sich dann unterhalb der Spitze vereinigen, und nur höchst selten ein schwacher Mittelnerv zur Entwicklung gelangt, ist dagegen hier in diesem blumenblattähnlichen Gebilde die Nervatur wesentlich reicher. Von

einem starken Mittelnerv verlaufen in verschiedener Höhe Auszweigungen, die seitlich mit den parallel zum Mittelnerv verlaufenden Commissuralnerven ausgiebig anastomosieren.

Auf diese vergrünte Blumenkrone folgt der Staubblattkreis als ein Complex grünlicher, unter einander freier Blättchen, die eine starke Behaarung und kräftige Nervatur aufzuweisen haben. Dieser vergrünte Staubblattkreis ist nicht überall entwickelt, sondern fehlt sehr oft. In beiden Fällen aber entspringt aus dem Centrum der Blüte ein kleiner Spross, der spiralig gestellte, etwas länglich eiförmige bis lanzettliche, vollständig vergrünte Blättchen trägt. Die Epidermiszellen wachsen zu papillenartigen Ausstülpungen aus. Ausser einer sehr reichen Behaarung zeigt die Epidermis auch die Anwesenheit von Spaltöffnungen.

In der Achsel einzelner dieser grünen Blättchen des Sprosses gelangten rudimentär bleibende, zarte Blütenanlagen oder sogar sekundäre, minimale Köpfchen zur Entwicklung, gestützt von zwei schmalen, kleinen Vorblättern von ähnlichem Bau, wie das als Tragblatt fungierende, vergrünte Blatt. Der Vegetationspunkt dieses kleinen, das Centrum der vergrünten Blüte einnehmenden Sprosses, wird ähnlich wie in einer Knospe von den vergrünten Seitenblättchen umhüllt; er war etwas verbreitert und trug noch mehrere sehr zarte, rudimentäre Blütenanlagen, jedoch waren hier die Trag- und Vorblätter noch nicht zu erkennen.

Analoge Blütenvergrünungen sind schon öfter nicht nur an Hieracien, sondern auch an anderen Compositen gefunden worden. KÖHNE[1]) führt zum Beispiel Missbildungen auf, wo zwischen den Fruchtblättern hindurch die etwas verlängerte Blütenachse mehrere Blättchen und neue Blüten hervorbringt.

---

[1]) E. KÖHNE: „Ueber Blütenentwicklung bei den Compositen." Berlin 1869. Inaug.-Dissert. p. 35.

Ebenso fand ENGELMANN[1]) an *H. „fallax Willd.“* vergrünte Blüten mit central durchwachsenem Laubspross.

FRANK[2]) führt Blütenvergrünungen auf, die an Hieracien durch Milben verursacht werden. Endlich beschreibt TREUB[3]) Blütenvergrünungen an gleichfalls infolge von Stengelgallen stark deformierten Köpfchen von *H. umbellatum*. Letzterer Forscher beschreibt und erläutert durch zahlreiche Abbildungen, wie innerhalb eines und desselben kugelig angeschwollenen Köpfchens der Pappus allmählig durch zahlreiche Uebergänge in einen aus fünf oder mehr grünen Blättchen bestehenden Kelch von normalem Aussehen umgebildet wird, während die Blumenkrone und der Fruchtknoten immer mehr verkümmern. Die von ihm unter Fig. 5 gelieferte Abbildung führt uns einen Fall vor Augen, in dem die einzelnen Kelchblätter, jedes für sich, in drei bis vier tief einschneidende Zipfel gelappt sind, sodass der Kelch scheinbar aus einem Quirl von etwa zwanzig Blättchen besteht.

In anderen von mir untersuchten Blüten war die Vergrünung noch eine vollständigere, indem die Ausbildung blumenblattähnlicher Kreise völlig unterblieb; im übrigen traten dieselben oder ganz ähnliche Verhältnisse, wie bereits beschrieben, in die Erscheinung.

Endlich kann auch die Vergrünung, wie auch BEYERINCK[4]) erwähnt, soweit fortgeschritten sein, dass an Stelle eines ganzen Blütenköpfchens nur noch eine verbreiterte, mit stark behaarten, grünen Blättchen bedeckte Achse zu sehen ist.

---

[1]) G. ENGELMANN: „De Antholysi Prodromus.“ Inaug.-Dissert. Francof. 1832. p. 45.

[2]) FRANK: l. c. p. 71.

[3]) M. TREUB: „Notice sur l'aigrette des Composées à propos d'une monstruosité de l'Hierac. umbellat. L.“ Archiv. Néerland. d. Sc. exact. et naturelles. Bd. 8. 1873. p. 13—17.

[4]) BEYERINCK: l. c. § 7.

III. Bau der Gallen.

A. Allgemeiner Typus.

Zum besseren Verständnis des anatomischen Baues der Gallen mag zunächst kurz die Entwicklungsgeschichte, wie sie BEYERINCK[1]) lieferte, und die ich, soweit das Material mir zur Verfügung stand, nur bestätigen kann, in den Hauptzügen wiedergegeben werden.

Die Gallwespe legt ihre Eier, indem sie ihre Legeröhre tief in den Stengel hineinsticht, in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes. Dadurch entsteht im Markgewebe eine birnförmige Höhlung, „die Eihöhlung", die sich gemäss dem starken Wachstum des Stengelteils in die Länge streckt. Infolge dessen werden auch die an den verschiedensten Stellen der Wandung der Eihöhlung befestigten Eier von einander getrennt. Dazu kommt noch, dass die später aus den Eiern ausschlüpfenden Larven frei beweglich sind und sich ebenfalls an den verschiedensten Punkten der Eihöhlung ansiedeln können. Gleichzeitig mit dem Längenwachstum werden in der Umgebung der Eihöhlung zahlreiche Zellen zur Teilung angeregt. Während der Ausbildung der Eier zu Larven steigert sich die Zellteilung im Markgewebe derart, dass der Stengel bedeutend anschwillt, und sich gleichzeitig auch der Durchmesser der Eihöhlung stark vergrössert. Inzwischen verlassen die Larven ihre Eischalen. Die Eihöhlung

[1]) BEYERINCK: l. c. § 1, 3, 4, 5 und 6.

kann zur Zeit des Ausschlüpfens der Larven schon zu einer bedeutenden Länge angewachsen sein.

Allmählig entstehen in dem Wandungsgewebe der Eihöhlung zahlreiche neue Zellen; demzufolge bekleidet sich die Eihöhlung überall dort, wo sich Larven vorfinden, mit einer dicken, kleinzelligen Gewebeschicht, während an denjenigen Stellen, wo sich Larven nicht angesiedelt haben, die pflanzlichen Gewebe anfänglich unverändert bleiben. Dies sekundäre Gewebe bezeichnet BEYERINCK als „Gallplastem".

Die anfangs rundliche oder längliche Querschnittform der Eihöhlung nimmt infolge des ungleich intensiven Wachstums an den verschiedenen Stellen des Plastems eine sehr unregelmässige Gestalt an, so dass vielfach tiefe Risse entstehen, auf deren Grund sich je eine Larve befindet. Die Ränder des Risses wuchern selbst schnell weiter, neigen sich immer mehr gegeneinander, bis sie sich berühren und schliesslich vollständig mit einander verschmelzen, sodass also jede Larve ganz und gar umwallt wird, und so die in der Mehrzahl vorhandenen Gallenkammern entstehen.

Der einfachste Bau einer fertig gebildeten Galle, der sich im allgemeinen an allen Hieracium-Arten wiederfindet, und der sich dem von BEYERINCK beschriebenen Typus am nächsten anschliesst, ist folgender.

Um einen central im Mark verlaufenden Hohlraum, der als Rest der ursprünglichen Eihöhlung aufzufassen ist, befindet sich das Gewebe in starker Teilung begriffen, so dass vor allem eine bedeutende Vermehrung des Markgewebes leicht constatiert werden kann. Gleichzeitig sieht man die Markzellen nach der Mitte der Galle zu mehr und mehr aus ihrem ursprünglich axilen Verlauf abgelenkt, wobei sie sich ver-

kürzen, dagegen aber an Breite zunehmen. In der Nähe der Gallenkammern strecken sie sich in radialer Richtung zu denselben. Hier und da verlaufen im Markgewebe sekundär entstandene Gefässbündel, die teilweise deutlich mit den primären Bündeln durch Anastomosen in Verbindung stehen. Ausserdem treten aber auch noch im Markgewebe häufig concentrisch gebaute Stränge, das heisst von Xylem eingeschlossene Phloembündel, unregelmässig verteilt auf. Das der Hauptsache nach aus dünnwandigen, schwach getüpfelten, wenig verholzten Parenchymzellen bestehende Markgewebe besitzt zahlreiche Intercellularräume und geht nach der Gallenkammer zu allmählig in ein englumigeres, derbwandiges, mehr oder weniger sklerenchymatisches, stark getüpfeltes Gewebe über.

In der typischen, aus Sklereiden zusammengesetzten Kammerwandung sieht man häufig als Auszweigungen sekundärer, markständiger Bündel, Xylemelemente meist in sehr unregelmässiger Aneinanderhäufung verlaufen.

Wenn die Larvenkammer mehr excentrisch, dicht in der Nähe der primären Gefässbündel angelegt ist, so besteht an diesen Stellen das zwischen Gallenkammer und Gefässbündeln liegende Gewebe aus sklerenchymatischen Zellen.

Die primären Gefässbündel können durch die ganze Gallenverdickung hin normal entwickelt bleiben, häufig sind sie aber bedeutend verändert. Im normalen Stengel werden die primären Bündel durch sekundäres, aus dem Interfascicularcambium entstandenes, sekundäres Holz mit einander verbunden. In der Galle unterbleibt die Bildung eines derartigen sekundären Holzes. Ebenso sind die vor den Phloembündeln stehenden Bastbeläge entweder sehr schwach entwickelt oder fehlen ganz. Das die primären Gefässbündel verbindende Interfascicularcambium erzeugt vielmehr ziemlich stark verholzte. derbwandige, etwas tangential gestreckte

Zellen. Häufig biegen einzelne primäre Gefässbündel ganz oder teilweise nach dem Galleninneren ab, oder man sieht wiederum deren Elemente nicht mehr axil in der Aussenseite des Markgewebes, sondern in horizontaler Richtung verlaufen. Je grösser das Volumen der Gallenverdickung ist, desto weiter sind natürlich die primären Bündel aus einander gerückt.

Der markständig verlaufende Hohlgang ist ziemlich unregelmässig ausgebildet und wird gewöhnlich von einem weichen, unverholzten Gewebe umgrenzt, das seiner Entstehung nach auf das ursprünglich zur Ausbildung gelangende „Gallplastem" zurückzuführen ist. Im unteren Teil der Gallenverdickung ist dies weiche Innengewebe mehr oder weniger collenchymatisch ausgebildet, weiter oben besteht es dagegen aus zartwandigem Parenchym, welches reich an Nährstoffen (wie Eiweiss) und Milchsaft ist, der letztere in zerstreut auftretenden Milchsaftschläuchen.

Das Rindengewebe beteiligt sich für gewöhnlich gar nicht oder doch nur sehr wenig an der Verdickung der Stengelgalle.

B. Specielle Anatomie der Galle.

Wenn auch dieser eben beschriebene, ziemlich einfache Bau mehr oder weniger sämtlichen Aulax-Gallen der Hieracien zukommt, so soll im Folgenden jedoch gezeigt werden, wie weit im Einzelnen grössere oder minder weitgehende Complicationen sich geltend machen.

Epidermis und Rindengewebe.

Im normalen Stengel besteht die Epidermis aus axil gestreckten, polyedrischen Zellen mit geraden, schwach ge-

tüpfelten Radialwänden und ebenfalls in der Richtung der Längsachse reihenförmig angeordneten, zahlreichen Spaltöffnungen.

Die die Galle während der ganzen Vegetationsperiode bedeckende, einschichtige Epidermis besitzt im allgemeinen ebenfalls polyedrische Zellen, die jedoch nur noch gewöhnlich über den längs verlaufenden, rippenartigen Vorsprüngen, welche dem Verlauf der Gefässstränge folgen, mehr der Längsachse entsprechend gestreckt erscheinen. In den übrigen Zellen überwiegt der Längsdurchmesser entweder gar nicht oder nur unbedeutend den Breitendurchmesser; sie erscheinen also demgemäss auf dem Querschnitt eher etwas tangential abgeplattet. Die hier weniger häufig auftretenden Spaltöffnungen sind ganz unregelmässig orientiert, im übrigen aber gewöhnlich vollständig normal gebaut. Ueber die ganze Epidermis erstreckt sich die ziemlich derb entwickelte Cuticula. Von der Fläche gesehen, erscheinen die geraden Querwände der Epidermiszellen, wie dies ja auch anderweitig häufig vorkommt[1]), durch quer verlaufende, mit einander correspondierende Tüpfel eingeschnürt. Im Querschnittsbild sieht man die Radialwände wenig, die Tangentialwände dagegen sehr stark verdickt. Die Epidermiszellen sind reich an Protoplasma und Chlorophyll. Sie geben auf Zusatz von Eisenchlorid- oder Kaliumbichromat-Lösung eine deutliche Gerbstoffreaktion. Besonders stark tritt die Reaktion in den Endzellen der Köpfchenhaare sowie der mächtigen Büschelhaare auf, wie dies auch bereits KÜSTENMACHER[2]) für die Gallen von *H. murorum* angiebt.

Die entweder aus einer oder mehreren Epidermiszellen hervorgehenden Trichomgebilde sind von einem sehr

[1]) DE BARY: l. c. p. 74.

[2]) KÜSTENMACHER: l. c. p. 149.

mannigfaltigen Bau, kommen aber auch im allgemeinen in gleicher Ausbildung am normalen Stengel[1]) vor. Jedoch zeichnen sich viele vor den normalen Trichomgebilden durch ihre oft bedeutende Grösse aus, so dass man diese als Haarzotten oder Drüsenzotten bezeichnen kann.

Die einfacheren Haare besitzen einen einreihigen, aber stets mehrzelligen Stiel mit entweder einfachem oder gewöhnlich durch Längs- und Querteilung mehrzelligem oder endlich sternförmig verzweigtem Köpfchen. Demnach kann man dieselben in fadenförmige Haare, Kopfhaare und Sternhaare unterscheiden. Es kommen aber auch ziemlich einfache Köpfchenhaare mit einem mehrreihigen Stiel vor.

Die als Zotten zu bezeichnenden, vielreihigen Haargebilde gliedern ihre Endzelle ebenfalls entweder kopfförmig oder büschelförmig aus, gleichzeitig sieht man sehr oft die oberflächlich gelegenen Gliederzellen, jede für sich, zu einem einzelligen Haar auswachsen, wodurch büschelartig zusammengesetzte Trichome entstehen.

Endlich wären noch kopfförmig resp. warzenförmig aus der Epidermis hervortretende grössere Emergenzen zu erwähnen, deren Oberfläche von typischen Epidermiszellen gebildet wird.

Das eigentliche Rindengewebe besteht aus einem zartwandig bleibenden Parenchymgewebe, dessen Zellen gewöhnlich tangential gestreckt, aber auch öfter mehr abgerundet erscheinen und von zahlreichen, kleineren Intercellularen unterbrochen werden. Sie enthalten stets viel Chlorophyll und geben eine deutliche Gerbstoffreaktion. Oefter folgt auf die Epidermis erst eine Zellschicht mit ebenfalls stark verdickten Tangentialwänden. Im normalen Stengel tritt diese Schicht stets auf; ausserdem sieht man im normalen Stengel vor den

---

[1]) De Bary: l. c. p. 63.

hervortretenden Rippen und Kanten starke Collenchymstränge entwickelt. Solche Collenchymbeläge unterbrechen auch das Rindenparenchym der Gallenverdickung mehr oder weniger deutlich. Sogar in dem Rindenparenchym selbst findet man oft zusammenstossende Wandecken collenchymatisch verdickt.

Das Rindengewebe nimmt an der Volumenvermehrung der Galle nur in sehr beschränkter Weise teil und besteht im allgemeinen nicht aus zahlreicheren Zellschichten, als im normalen Stengel auftreten. Es kommen aber mitunter doch abnorme Zellwucherungen an einzelnen Stellen im Rindengewebe vor, wodurch verhältnismässig unbedeutende Auftreibungen zu Stande kommen. Dieses letztere Wucherungen erzeugende Gewebe besteht dann aus besonders zartwandigen Zellen und kann durch folgende Ursachen entstehen. Einerseits erstreckt sich eine in den übrigen Gewebeteilen der Galle auftretende Hypertrophie auch auf einzelne Rindenpartien, oder man sieht infolge von Zerklüftungen des Holzkörpers das weiche, den inneren Hohlraum auskleidende Gewebe mit dem Rindengewebe in Verbindung treten, worauf dann die gleichen Wachstumserscheinungen in den verschmelzenden Geweben auftreten. Im letzteren Falle ist auch das Rindengewebe dem inneren weichen Gewebe ähnlich ausgebildet.

Gegen die Gefässbündel hin grenzt sich das primäre Rindengewebe selbst noch in der Gallenverdickung ziemlich deutlich durch eine einschichtige, farblose Parenchymscheide ab.

Korkbildung konnte ich nur in einem Falle an *H.umbellatum* nachweisen; zudem traten die Korkzellen nicht auf der ganzen Peripherie der Galle auf, sondern nur auf ganz kurzen Strecken. Dieselben entstanden durch tangentiale Teilung der unter der Epidermis gelegenen Zellschicht und waren nur zwei bis vier Zelllagen stark. Die Verdickung schien an den verkorkten Stellen verwundet gewesen zu sein, und es wäre demgemäss die Bildung von Wundkork erklärlich.

Aeussere Gefässbündel.

Im normalen Stengel sind die primären Gefässbündel durch interfascicular gelegenes, secundär entstandenes Libriformgewebe zu einem geschlossenen Ring vereinigt. Die einzelnen Bündel zeigen vielfach die ringförmig oder spiralig verdickten Erstlings-Tracheen einem dauernd zartwandig bleibenden Parenchym eingebettet. Auf die engeren Erstlingsgefässe folgen dann nach Aussen zu normaler Weise weitlumige Netz- und Tüpfelgefässe, eingebettet zwischen englumiges Holzparenchym. Die zuletzt zur Entwicklung gelangenden Elemente des Xylems bestehen dagegen nur aus Libriform, vergesellschaftet mit wenigen englumigen, getüpfelten Tracheiden. An der dem Mark zugekehrten Seite sind die primären Gefässbündel sehr oft von gefächerten Holzfasern umgeben, wie dies ja nach SCHUMANN[1]) und VUILLEMIN[2]) ganz allgemein im Compositenstengel beobachtet werden kann. Die Faserelemente des Holzes besitzen sehr kleine, gekreuzte Spaltentüpfel.

Das vor den Xylembündeln stehende, primäre Phloem ist nach Aussen gegen die primäre Rinde durch stark entwickelte Bastfaserbeläge begrenzt. Auserhalb des interfascicularen Libriforms treten kleinere Siebbündelchen ohne äussere Bastbeläge auf. Diese verschmelzen seitlich vielfach mit den primären Siebbündeln, sodass dann ein vollständig geschlossener Phloemring den Holzkörper umgiebt. Innerhalb der Siebbündel, sowie auch ausserhalb der Bastfaserbeläge gelangen gegliederte Milchröhren zur Entwicklung.

---

[1]) SCHUMANN: „Beitrag zur Anatomie des Compositenstengels." Bot. Centralbl. 1890. Bd. XLI p. 193.

[2]) P. VUILLEMIN: „De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Tige des Composées." Paris 1884. Mir lag nur das Referat vor: JUST, Bot. Jahrb. 1884. Bd. I. p. 340.

Beyerinck[1]) fand an *H. rigidum* (wohl *H. tridentatum Fr.*), sowie an *H. umbellatum* im normalen Stengel primäre Gefässbündel von bicollateralem Bau, indem auf der Innenseite des Xylems Siebbündelchen auftreten; er verweist dabei auf die von De Bary[2]) beschriebenen markständigen Phloemstränge. Nach De Bary verlaufen jedoch bei den Hieraciumarten die von Milchröhren begleiteten Siebbündelchen gesondert an der Peripherie des Markes.

In den zum Vergleich untersuchten, normalen Stengeln fand ich wider Erwarten nur ganz vereinzelt, durchaus nicht typisch, mehr oder weniger als markständige Gefässbündel zu bezeichnende, nämlich stets durch einen Xylembelag umschlossene Phloembündel vor. Noch seltener waren primäre Gefässbündel nach Innen zu von kleinen Phloemsträngen begleitet. Es machte sich aber auch hier schon das Bestreben bemerkbar, die Phloemelemente durch verholzte Zellen einzuschliessen. Diese ziemlich complicierten Verhältnisse sollen im nächsten Abschnitt mit berücksichtigt werden.

Die primären Gefässbündel in solchen Gallen, die nur eine einzige oder nur zwei bis drei in kurzer Aufeinanderfolge entwickelte Larvenkammern enthalten, und die sich infolge dessen nur durch eine unbedeutende Volumenvermehrung des Stengels auszeichnen, sind entweder gar nicht oder nur in einem sehr geringen Maasse verändert. Ebenso ist dies der Fall in bedeutenderen Gallenverdickungen, soweit das Volumen wenig vergrössert erscheint, wie etwa in dem unteren Teil der Galle.

Als typische allgemein verbreitete Abweichung gegenüber dem Bau des unverletzten Stengels macht sich in der

---

[1]) Beyerinck: l. c. § 6.

[2]) De Bary.: l. c. p. 242.

Galle das fast vollständige Fehlen der Bastbeläge vor den Phloembündeln, wie ferner auch das Schwinden des interfascicularen Libriforms deutlich bemerkbar.

Wenn in den jugendlichen Stadien der Gallbildung die mechanischen Elemente noch nicht angelegt waren, so gelangen sie unter dem fremden Einfluss auch nicht zur Entwicklung. War ihre Anlage aber bereits erfolgt, so treten sie auch in der Galle auf, allerdings in veränderter Form, insofern Bastfasern und Libriform als solche wohl deutlich erkennbar, aber in weit geringerem Maasse ihre Wände verdicken.

Wie später gezeigt werden wird, ist der Holzkörper in einer ganzen Anzahl von Gallen, besonders in dem mittleren Teil der Verdickung, in mehrere selbständige Gewebecomplexe zerklüftet, die sich nicht alle gleichmässig weiter entwickeln.

Während die die Larvenkammern enthaltenden, gewöhnlich grösseren Gewebekörper ähnlich gebaut erscheinen, wie es bereits für den normalen Typus beschrieben wurde, macht sich in den übrigen isolierten Gewebekörpern, die keine Kammern enthalten, noch eine gewisse Regelmässigkeit in der Anordnung, wie im Bau ihrer Elemente geltend.

In dem ersteren Falle, der sich noch einigermassen an den allgemeinen Typus anlehnt, sieht man die primären Gefässbündel allmählig nach der Mitte der Galle zu mehr und mehr durch interfascicular entstandenes, verholztes Parenchymgewebe anstatt durch Libriform verbunden.

Während einzelne der Gefässbündel auch fernerhin ziemlich normal entwickelt bleiben, erscheint dagegen die grössere Zahl verändert. Gewöhnlich unterbleibt die Ausbildung weitlumiger Netzgefässe, und es gelangen nur englumige Spiralgefässe und netzförmig verdickte Tracheiden zur Ausbildung, die oft noch ziemlich unregelmässig einem

zartwandigen Gewebe eingebettet sind; ferner erscheinen die Xylemelemente auch weniger derbwandig als in normalen Bündeln. Andere Bündel entwickeln ihre Elemente statt in verticaler Richtung vollständig horizontal, um schliesslich nach den Larvenkammern zu auszubiegen. Die Elemente sind dann auch nicht mehr zu geraden Reihen angeordnet, sondern haben einen sehr oft geschlängelten, unregelmässigen Verlauf. Auf einzelnen Stellen zeigen wirr an einander gelagerte, gewöhnlich dann aus kurzen Tracheiden bestehende Complexe die ursprünglichen primären Gefässbündel an. Endlich sieht man noch als Reste infolge einer starken Hypertrophie völlig zersprengter, primärer Bündel hier und da vereinzelte oder nur wenige Holzelemente dem dann ebenfalls stark hypertrophierten Gallenparenchym eingebettet. Solche Zellenzüge erscheinen gleichsam wie durch ein Macerationsverfahren blossgelegt.

In den nicht Larvenkammern beherbergenden Gewebekörpern, die sich noch durch eine ziemliche Regelmässigkeit der Gewebe auszeichnen, sind die primären Gefässbündel vielfach auch weiter ganz normal entwickelt; sie bleiben durch interfasciculares Libriform miteinander verbunden, haben axilen Verlauf und enthalten neben Spiralgefässen auch weitlumige Netz- resp. Tüpfeltracheen. Oft sieht man sekundär entstandene, weitlumige Tracheen sogar in dem interfascicularen Libriform zu Reihen angeordnet. In anderen Fällen schliessen die primären Gefässbündel nicht, wie stets im normalen Stengel, mit englumigen Elementen ab, sondern auf die Schicht englumiger Tracheiden treten noch einmal weitlumige Netz- und Tüpfelgefässe als zuletzt entwickelte Xylemelemente auf.

In dem stets reichlich entwickelten Phloem sind die Siebröhren nicht mehr deutlich zu unterscheiden, da sie ziemlich stark obliterieren. Um so mehr fallen aber die in

grosser Anzahl unregelmässig im Phloem zerstreut vorkommenden, gegliederten Milchröhren, sowie Gerbstoffschläuche auf.

Markständige Gefässbündel.

Während mit der Volumenzunahme der Gallenverdickung die Verstärkung des äusseren, primären Gefässbündelrings nicht gleichen Schritt hält, sieht man andrerseits zahlreiche sekundäre Gefässbündel im Innern der Verdickung, besonders im Markkörper auftreten.

Die Ausgliederung innerer Gefässbündel erfolgt sowohl im Anschluss an primäre Gefässbündel, als auch unregelmässig zerstreut im Markgewebe; vor allem werden sie in grosser Zahl an der Grenze des Markgewebes gegen das den inneren Hohlraum auskleidende weiche Gewebe angelegt.

Wie schon erwähnt wurde, kommen auch im normalen Stengel markständige Gefässbündel vor, jedoch scheinen dieselben nicht immer und gewöhnlich nur in einer verhältnismässig geringen Anzahl zur Entwicklung zu gelangen. Erst wenn an das Leitungssystem grössere Anforderungen gestellt werden, wie zum Beispiel hier in den Gallen, zeigt sich die Fähigkeit, zahlreiche markständige Bündel auszugliedern.

Dass die Ausbildung markständiger Gefässbündel speciell in den Gallen als Anpassungserscheinungen aufzufassen sind, die sowohl einer verstärkten Stoffleitung, sowie auch erhöhten mechanischen Anforderungen Rechnung tragen, glaube ich auch durch die Untersuchungen M. WESTERMAIERS[1]) bestätigt zu sehen.

Dieser Forscher fand in dem Stengel zahlreicher Campanulaarten markständige Gefässbündel, während diese

[1]) M. WESTERMAIER: „Ein abnormaler Dicotylentypus. — Beiträge zur vergl. Anatomie der Pflanze.“ Monatsber. d. K. Acad. d. Wissensch. Berlin 1881. p. 1064.

in etwa 40 anderen Arten der Gattung vollständig fehlten. Das Vorkommen markständiger Bündel war nur dort zu konstatieren, wo sich der Spross durch einen grösseren Blütenreichtum, sowie durch eine beträchtliche Höhe auszeichnete. WESTERMAIER glaubte deshalb die physiologische Ursache für das Auftreten innerer Gefässbündel in einem grösseren Bedürfnis an Eiweiss leitenden, sowie mechanischen Elementen zu sehen.

Auf die ziemlich umfangreiche Litteratur, welche die markständigen Gefässbündel der verschiedensten Familien, wie zum Beispiel der *Begoniaceae, Campanulaceae, Cucurbitaceae, Geraniaceae, Polygonaceae, Compositae* und anderer behandelt, kann ich hier nicht näher eingehen. Ich verweise jedoch auf die den Gegenstand erschöpfenden Untersuchungen von WEISS[1]) und MÖBIUS[2]), von denen ja auch die älteren, diesbezüglichen Arbeiten citiert werden.

Ueber das markständige Gefässbündelsystem der Gattung Hieracium finde ich nur spärliche Mitteilungen bei DE BARY[3]); da jedoch hier ähnliche Verhältnisse, wie bei anderen *Cichorieen* zu constatieren sind, so sei im besonderen auf die Untersuchungen von WEISS[4]) über *Scorzonera hispanica* und *Lactuca sativa*, von BERGENDAL[5]) über *Tragopogon pratensis* und von MÖBIUS[6]) über *Tragopogon barbirostris* hingewiesen.

---

[1]) J. E. WEISS: „Das markständ. Gefässbündelsystem einig. Dikotyled., in s. Bezieh. z. d. Blattspuren." Bot. Centralbl. Bd. XV. 1883.

[2]) M. MÖBIUS: „Ueber d. Vorkommen concentr. Bdl. mit central. Phloem u. periph. Xylem." Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. Bd. V. 1887. p. 2—24.

[3]) DE BARY: l. c. p. 242.

[4]) J. E. WEISS: l. c. p. 391—96.

[5]) D. BERGENDAL: In seiner schwed. Abhandl.: „Beitrag zur vergl. Anatom. der krautartig. Dicotylen." Acta Universit. Lundens. Tom. XIX. 1883. cit. von MOBIUS: l. c. p. 20.

[6]) M. MÖBIUS: l. c. p. 20.

Die in den Gallen auftretenden, markständigen Gefässbündel stehen durch Anastomosen mit dem äusseren Gefässbündelring, sowie unter einander in Verbindung und sind sekundären Ursprungs.

Sie entstehen einerseits derart, dass gewisse Zellen des lange Zeit in Teilung begriffenen Markgewebes sich durch parallel verlaufende Teilungswände gliedern und zu Initialzellen unregelmässig verlaufender, markständiger Procambiumstränge werden, die dann regelmässig nach einer Seite, gewöhnlich nach Aussen hin, radial angeordnete Xylemelemente, nach der entgegengesetzten Seite aber Phloem entwickeln. Es verlaufen so also im Markkörper sekundäre Gefässbündel von collateralem Bau.

Zerstreut im Mark, aber auch im Anschluss an primäre Bündel entstehen zweitens sekundäre Stränge auch noch in anderer Weise; es sind die bereits früher erwähnten markständigen Bündel von concentrischem Bau. Sie führen centrales Phloem, rings umgeben von Xylem, das selbst aus Holzparenchym, Tracheiden und Libriform besteht. Ihr Ursprung ist auf wenige Zellenzüge im Markkörper, die meristematischen Charakter zeigen, zurückzuführen. Es bildet sich zuerst Phloem, wie auch WEISS für die markständigen, concentrischen Bündel der *Cichorieen*[1]) sowie der *Acanthaceen* und *Campanulaceen*[2]) bestätigt; erst später tritt Reihencambium und Xylem auf.

Von diesen central gebauten Gefässbündeln kommen auch noch Uebergänge zu collateral angeordneten Bündeln vor, indem auf der Aussenseite besonders viel Xylem zur Entwicklung gelangt, während nach Innen zu die Xylemschicht nur noch aus wenigen Elementen besteht. Da in diesem

[1]) WEISS: l. c. p. 395.

[2]) WEISS: l. c. p. 319.

Falle vielfach in dem stärkeren Xylembelag eine deutlich hervortretende Differenzierung in breitlumige, netzförmig verdickte Elemente neben spiralförmig verdickten oder getüpfelten, englumigen Elementen stattfindet, so haben derartige sekundäre Bündel oft das Aussehen normaler primärer Gefässbündel, abgesehen von der umgekehrten Orientierung des Holz- und Phloemteils.

In anderen Bündeln gelangt schliesslich nur noch einseitig Xylem zur Entwicklung, sodass also sämtliche Uebergänge zwischen central gebauten und collateralen Bündeln vorkommen. Die beiden letzteren Fälle scheinen auf concentrische Bündel zurückzuführen zu sein, indem auf der einen Seite allmählig die Ausbildung von sekundärem Holz immer mehr unterbleibt.

Weiter sieht man benachbarte, sekundäre Bündel mit einander seitlich verschmelzen und regelmässig Xylem und Phloem entwickeln. Dabei wird der Holzteil nach den primären Gefässbündeln zu, also nach Aussen, das Phloemgewebe dagegen nach Innen zu, gegen das weiche Gewebe, in das es auch vielfach direkt übergeht, abgeschieden. Es erfolgt also die Ausgliederung der Elemente in umgekehrter Folge, wie in dem primären Gefässbündelring.

Es kann sich auf diese Weise das Markgewebe nach Innen zu allmählig durch einen mehr oder weniger vollständigen, sekundären Gefässbündelring gegen das den markständigen Hohlraum auskleidende weiche Gewebe abgrenzen. (Fig. 1.)

Die Xylemelemente der sekundären Bündel bestehen zum grössten Teil aus langgestreckten, schwach zugespitzten, getüpfelten und derbwandigen Libriformzellen. Dazwischen liegen Tracheiden sowie Gefässe, welche entweder spiralig verlaufende Leisten aufzuweisen haben oder getüpfelt sind. In der Zone der markständigen Gefässbündel tritt das Cambium deutlich hervor. Um die markständigen Gefässbündel herum

differenzieren sich in einzelnen Fällen aus dem Mark heraus mechanische Scheiden, indem die dies Gewebe erzeugenden Markzellen anfänglich collenchymartige Verdickung zeigen und unverholzte Wände besitzen; letztere verholzen später. Die mechanischen Zellen selbst unterscheiden sich von dem Libriform des primären Gefässbündelrings durch ein vielfach weiteres Zelllumen, sowie durch schwächere Wandungen; sie sind im übrigen viel kürzer, ebenfalls nur schwach getüpfelt und zeigen eine deutliche Schichtung auf dem Querschnitt. Die Scheiden der einzelnen Bündel fliessen vielfach, sich gegenseitig berührend, in einander, so dass die Gefässbündel selbst in ein mechanisches Gewebe eingebettet erscheinen. Eine ähnliche Verbindung wird endlich auch hier und da mit dem primären Gefässbündelring hergestellt; durch den unregelmässigen Verlauf dieser härteren Gewebemassen wird das dünnwandige Mark in eine Anzahl getrennter, weicher Gewebemassen gesondert.

Es bleiben nur noch die auch im normalen Stengel an der Peripherie des Markes gewöhnlich dem Hadrom primärer Bündel sich direkt anlehnenden Leptomstränge[1]) zu erwähnen, die ebenfalls rings von Xylemelementen umgeben sind. Den Verlauf dieser Bündel hat WEISS für *Lactuca sativa* und *Scorzonera hispanica*[2]) zuerst festgestellt. Darnach biegen in den Knoten, analog wie bei einigen Acanthus- und Campanulaarten[3]) vom primären Gefässbündelring aus Phloemstränge nach Innen zu und verlaufen zwischen dem äusseren Gefässbündelring und den inneren markständigen Gefässbündeln eine Strecke lang, bis sie schliesslich mit anderen Bündeln anastomosieren. Wenn gleichzeitig mit dem Phloemstrang Xylem nach Innen

[1]) DE BARY: l. c. p. 242.

[2]) WEISS: l. c. p. 391—96.

[3]) WEISS: l. c. p. 395.

zu abbiegt, so scheinen zwei primäre Bündel radial hintereinander zu stehen, jedoch das innere Bündel mit umgekehrter Orientierung, da gleichzeitig mit dem Abbiegen eine Drehung des Bündels um 180° einhergeht. Zuletzt können noch auf eine ganz einfache Weise primäre Gefässbündel nach Innen zu verschoben werden, was ebenfalls an normalen Stengeln beobachtet werden kann. Der Gefässbündelring zeigt beispielsweise auf einer Stelle ein etwas ungleichmässiges Wachstum, indem er sich einbuchtet und einen äusseren Phloemcomplex hufeisenförmig umfasst. Gleichzeitig sieht man, wie der begleitende Bastfaserstrang nach der Mitte des Phloems verschoben wird. Allmählig wird der eingedrungene Siebteil vollständig von sekundärem Holz umschlossen und dadurch vom Rindengewebe getrennt, sodass sich infolge dessen das Cambium um den eingeschlossenen Siebteil vervollständigt hat. Durch stärkere Ausbildung sekundärer Elemente auf der der Rinde benachbarten Seite erfolgt eine mehr oder weniger tiefe Verschiebung des Bündels nach Innen. Es kann sogar schliesslich getrennt vom primären Gefässbündelring in der Peripherie des Markes verlaufen. Die primären Holzelemente des Bündels sind natürlich hier stets nach Innen zu gerichtet, das Phloem im übrigen vollständig von sekundärem Holz umschlossen.

Auf letztere Verhältnisse haben bereits für den Compositenstengel, speziell für die *Cichorieen*, AHLFRENGREN[1]) und KRUCH[2]) hingewiesen.

---

[1]) F. E. AHLFRENGREN: „Bidrag till Kännedomen om Compositestammens anatomiska byggnad." Inaug.-Diss. Lund 1896. Ref.: Bot. Centralbl. L XX 1897. p. 208.

[2]) O. KRUCH: „I fasci midollari delle Cichoriacee." Milano 1891. Ref.: JUST, Bot. Jahresbericht. 1891. XIX. p. 577.

Die beiden Arbeiten waren mir leider nur in Form der Referate zugänglich.

Da wo die Gallenwirkung ihren Höhepunkt erreicht, wo also auch in den anderen Geweben die grössten Veränderungen stattfinden, sind auch die sekundären, markständigen Bündel bedeutend unregelmässiger entwickelt. Nicht nur wird im unteren Teil der Verdickung der gewöhnlich axile Verlauf der Elemente nach den verschiedensten Richtungen abgelenkt, sondern auch die Elemente selbst sind bedeutend kürzer und einfacher gebaut. Die Holzelemente bestehen dann vielfach nur aus kurz gestreckten, schwach getüpfelten Holzparenchymzellen, denen sich netzartig verdickte oder stark getüpfelte, oft ziemlich weitlumige, aber dann umso kürzere Tracheiden zugesellen, die vielfach noch sehr unregelmässig an einander gelagert sind. Jedoch kommen selbst hier noch vereinzelt Spiralgefässe vor.

Das Phloem der markständigen Bündel in der Galle wird besonders häufig von zahlreichen, gegliederten Milchsaftschläuchen begleitet.

Markgewebe.

Die im gesunden Stengel zu Längsreihen angeordneten, auf dem Querschnitt polyedrisch oder abgerundet erscheinenden Markzellen, besitzen zahlreiche, kleine Intercellularen, sind sehr zartwandig gebaut und weisen eine schwache Tüpfelung auf.

Das infolge der lange andauernden Teilungen stark vergrösserte Gallenmark ist ziemlich unregelmässig gebaut. Im unteren, wie oberen Teil der Galle sind die Markzellen zu mehr geschlängelten Reihen angeordnet; gleichzeitig erscheinen sie immer mehr verkürzt, dafür aber mehr in die Breite gezogen. Schliesslich runden sich auch die Markzellen auf dem Längsschnitt ab und sind dann nicht mehr zu Längsreihen, sondern unregelmässig aneinander gereiht. In der Nähe von Gallenkammern macht sich gewöhnlich das Bestreben

der Markzellen, sich in radialer Richtung nach den Gallenkammern zu strecken, geltend. Dies ist jedoch an solchen Stellen, wo ziemlich parallel zur äusseren Peripherie innere sekundäre Gefässbündelcomplexe das Markgewebe geradezu gegen die Larvenkammern abgrenzen, nicht deutlich oder gar nicht der Fall; man sieht hier vielmehr ziemlich isodiametrische, abgerundete Markzellen unregelmässig an einander gelagert.

Gleichzeitig mit der Formveränderung geht auch eine bedeutende Veränderung in der Zellstruktur vor sich, die sich in einer starken Verdickung und Verholzung ihrer Zellwände unter gleichzeitiger sehr starker Tüpfelung geltend macht. Besonders stark verdickte und getüpfelte Markzellen kann man geradezu als sklerenchymatische Zellen bezeichnen. Dieselben unterscheiden sich von den typischen in der Schutzwandung der Larvenkammern auftretenden Sklerenchymzellen nur durch etwas schwächere Wandungen.

Solche sklerenchymatisch gewordene Markzellen bilden den Uebergang des Markgewebes in die sklerenchymatische Schutzwandung der Larvenkammern und dienen zur Verstärkung derselben; so sieht man oft das zwischen zwei benachbarten Gallenkammern befindliche Markgewebe vollständig in dieser Weise entwickelt.

Während einerseits also in der Markschicht eine ziemlich bedeutende Festigkeit durch Ausbildung derbwandiger Zellen, sowie sekundärer Xylemelemente erreicht wird, sieht man andrerseits vielfach speziell das Markgewebe nicht unbeträchtlich in entgegengesetzter Hinsicht modifiziert, indem dort die einzelnen Zellen nicht derbwandiger werden, sondern vielmehr in Form eines zartwandigen, protoplasmareichen Parenchymgewebes auftreten.

Das hypertrophierte Markgewebe scheint nicht immer durch Umbildung vorgebildeter Markzellen, sondern durch

entsprechende Ausbildung neugebildeter, im Mark auftretender meristematischer Zellen entstanden zu sein.

Endlich sieht man in anderen Fällen die Markzellen auch noch schlauchförmig gestreckt, sehr zartwandig und schwach getüpfelt, einen unregelmässigen, geschlängelten Lauf annehmen, sodass auch die einzelnen Zellen selbst verschiedenartig gekrümmt sind. Da der Verlauf der Markzellen hier in den verschiedensten Richtungen erfolgt, erhält man sowohl auf Längs- wie auch auf Querschnitten ähnliche Bilder.

Ein ähnliches aus schlauchförmig gestreckten, gegen einander oft gekrümmten Zellen bestehendes Mark besitzen nach FRANK[1]) die durch *Cecidomyia Salicis* an *Salix caprea* verursachten Stengelgallen.

Larvenkammer.

Man unterscheidet, wie auch in den meisten anderen Gallen, an den Larvenkammern ausser einer derben, sklerenchymatischen Wandung, der sogenannten Schutzschicht oder Kammerwandung, ein von der letzteren eingeschlossenes, zur Nahrung für die Larve dienendes, weiches Gewebe, dessen Zellen reich an Protoplasma und Oeltröpfchen sind. BEYERINCK[2]) bezeichnet dieses Gewebe als Nahrungsgewebe. Derselbe Forscher hat ferner das auf der Grenze zwischen Schutzschicht und den typischen Nahrungszellen deutlich erkennbare, zartwandige, saftführende Parenchym als Saftparenchym[3]) bezeichnet und dies letztere Gewebe als das eigentliche Meristem der Nahrungszellen nachgewiesen.

Die die Kammerwandung zusammensetzenden Elemente sind von ziemlich heterogener Natur, jedoch haben sie das

---

[1]) FRANK: l. c. p. 108.

[2—3]) BEYERINCK: l. c. § 1.

gemeinsam, dass ihre Wandungen stark verdickt, verholzt und getüpfelt sind.

Ausser typischen Sklerenchymzellen von ziemlich isodiametrischer, abgerundeter oder nur wenig gestreckter Form, kommen vergesellschaftet mit diesen noch lang gestreckte, wenig oder nicht zugespitzte Sklerenchymfasern vor, die letzteren können manchmal sogar an einzelnen Stellen vorherrschen. Die Wandung dieser Sklereiden ist ziemlich dick und von verzweigten Porenkanälen durchzogen. Nebenbei können noch sekundäre, markständige Gefässbündel direkt nach der Gallenkammer abbiegen, und man sieht dann deren Holzelemente, meist aus netzförmig getüpfelten, seltener spiralig verdickten Tracheiden bestehend, oft sehr unregelmässig zwischen die Sklerenchymzellen der Wandung eindringen. Auch echte Gefässe fehlen nicht (Fig. 2).

Vielfach grenzen die Gallenkammern an den oben erwähnten mechanischen Ring unmittelbar an, der durch die markständigen Gefässbündel gebildet wird, und welcher den centralen Hohlraum umschliesst. Dann unterbleibt an der Berührungsfläche die Ausgliederung einer besonderen Schutzwandung, und die mechanischen Zellen jenes Ringes treten an ihre Stelle. In diesem Falle zeigt sich hier eine sehr vorteilhafte Anordnung der Gewebeelemente. Diese letzteren bestehen der Hauptsache nach aus kurz gestreckten, zu Reihen angeordneten Sklereiden, und zwar wechseln horizontal gerichtete Zelllagen mit axil verlaufenden ab.

Für eine ausreichende Luftcirculation nach den Larvenkammern ist vorzüglich gesorgt. Die Zellen der Kammerwandung haben nämlich zwischen sich zahlreiche Intercellularlücken, durch die sowohl nach dem Inneren der Kammern der Luftzuleitung, sowie der Ableitung von infolge der Lebensthätigkeit der Larven ausgeschiedenen Gasen, wie zum Beispiel Kohlensäure, möglichst Rechnung getragen wird.

In physiologischer Beziehung dient die Schutzschicht als eine von der Natur eigens für die eingeschlossene Larve geschaffene Schutzeinrichtung vor mechanischen Eingriffen, sowie vor Witterungseinflüssen. Ob dies aber der ursprüngliche Zweck sein mag, ist doch wohl sehr zweifelhaft. Zum mindesten mit demselben Recht kann man annehmen, dass sich das pflanzliche Individuum, durch Einschliessung der Larve vermittelst einer derben Schicht, gegen das weitere Vordringen derselben schützen will, sodass die von der Larve ausgehenden, schädlichen Einflüsse nur auf einen kleineren Teil des betreffenden Organs beschränkt bleiben.

Eihöhlung.

Das Innere der Gallen wird in seiner ganzen Länge von einem oft sehr unregelmässig verzweigten Hohlraum durchzogen, der sich sogar noch deutlich eine Strecke weit unterhalb der Verdickung im Stengel verfolgen lässt. Dieser Hohlraum stammt von der ursprünglichen Eihöhlung[1]) ab.

Unterhalb, aber auch im untersten Teil der Verdickung, ist die Eihöhlung oft vollständig von einem collenchymatischen, kleinzelligen, unverholzten Gewebe ausgefüllt, dessen Zellen in der Richtung der Längsachse gestreckt erscheinen.

Wenn man nun auf successiven Schnitten weiter nach Oben das den Hohlraum dann nur noch in Gestalt eines starken Belages auskleidende, weiche Gewebe verfolgt, so erscheinen die zuerst langgestreckten Zellen allmählig parenchymatisch ausgebildet, sie haben aber immer noch grösstenteils collenchymatisch verdickte, unverholzte Wandungen.

[1]) Beyerinck: l. c. § 1.

Dieses weiche Innengewebe ist der Rest des in steter Vermehrung begriffenen Gallplastems, welches zum Bau der Larvenkammern nicht verbraucht wurde.

Die innerste, direkt an die Eihöhlung grenzende Zellschicht des weichen Gewebes erschien in mehreren Fällen cuticularisiert und analog der äusseren Epidermis ausgebildet, jedoch waren die Tangentialwände nicht so stark verdickt wie in der äusseren Epidermis[1]) (Fig. 3).

Es hat sich also hier der Markkörper nach Innen zu gegen den in der Mitte verlaufenden Hohlgang nicht nur mit dem oben erwähnten, inneren, sekundären Gefässbündelring, sondern auch noch mit einer inneren Rinde umgeben, die aus unverholzten Parenchymzellen besteht und ziemlich ähnlich dem äusseren Rindengewebe erscheint (Fig. 3).

Diese innere, sekundär entstandene Epidermis besitzt in den Hohlraum hineinragende Trichomgebilde. Die letzteren sind ähnlich den auf der äusseren Epidermis vorkommenden Trichomen gebaut, können aber vielfach noch die äusseren an Grösse übertreffen (Fig. 11 u. 12).

Die so überaus merkwürdige Auskleidung des marksständigen Hohlraumes mit einer typischen Haarepidermis veranlasste mich, genauer zu untersuchen, ob vielleicht der Hohlgang nach Aussen communiciert. Es war jedoch nirgends eine direkte Auszweigung des Hohlraumes nach Aussen zu constatieren, so dass man es hier in der That mit einer typischen inneren Haarepidermis zu thun hat.

Es tritt uns hier ein ganz vereinzelter, in der Litteratur nirgends angegebener Fall entgegen, da z. B. die als „innere

---

[1]) Bei De Bary l. c. p. 225 finde ich betreffend einer inneren Epidermis nur folgende kurze Angaben: „In manchen grösseren Gängen, z. B. bei Nuphar, oder auch Lücken, z. B. im Rhizom von Aspid. Filix mas, wird die Wand von einer zarten Cuticula überzogen."

Haare" bezeichneten Gebilde, wie bei den Nymphaeaceen, Araceen und anderen, wohl eher als haarähnliche Gebilde bezeichnet werden müssten.

Je mehr nun auf weiter nach Oben geführten Querschnitten der Holzkörper zerklüftet erscheint, um so mächtiger ist das weiche Innengewebe entwickelt. Die parenchymatischen Zellen desselben bleiben dann zartwandig.

Wo sich in den benachbarten Gewebepartien eine Hypertrophie geltend macht, sieht man das weiche Gewebe nicht mehr deutlich von diesem abgegrenzt, weil die hypertrophierten Gewebemassen die gleichen Wachstumserscheinungen aufweisen. Durch die aber stets noch vorhandenen, wenn auch sehr reduzierten Gefässbündelreste, heben sie sich immer noch einigermassen deutlich gegen das weiche Innengewebe ab.

IV. Sekundäres Dickenwachstum.

In denjenigen Gallenverdickungen, in denen die sekundären Elemente der primären Bündel, wie die Elemente der durch die Thätigkeit des Interfascicularcambiums entstandenen Zwischenbündel der Hauptsache nach aus Libriform bestehen, im übrigen aber durch Parenchymgewebe mit einander seitlich in Verbindung treten, sieht man den Gefässbündelring, wenn auch oft nicht mehr vollständig kreisförmig, sondern mehr oder weniger stark eingebuchtet, jedoch immer noch als ein einheitliches Ganzes ausgebildet.

Die zwischen den Bündeln liegenden Parenchymzellen bleiben nämlich lange Zeit teilungsfähig, strecken sich in radialer oder tangentialer Richtung und können so stets dem von Innen wirkenden, infolge der starken Zellvermehrung entstandenen Druck und der dadurch bedingten, tangentialen Dehnung nachgeben. Im allgemeinen wird aber dieser Druck nur unbedeutend sein, da die Volumenvermehrung hier vorzugsweise durch die zahlreich erfolgten Zellteilungen im Markgewebe bewirkt wird, und das die Bündel verbindende Parenchymgewebe in gewissem Sinne als die peripherische Randpartie des Markgewebes aufgefasst werden kann.

In einer ganz anderen Weise aber wirkt der von Innen kommende Druck gegen den äusseren Gefässbündelring in

denjenigen Gallenverdickungen, in denen das Dickenwachstum der Bündel nicht nur noch kräftiger erfolgt, als im normalen Stengel, sondern die Ausbildung mechanischer Elemente mehr oder weniger sich tief in das Mark hinein erstreckt.

In solchen Fällen besteht dann das einzelne Bündel vorzugsweise aus derbwandigem Libriform, das, auf dem Querschnitt gesehen, Bänder oder Platten bildet, oft von radialem Verlauf, und in diese Grundmasse erscheinen die wasserleitenden Elemente, Netz- und Tüpfelgefässe mit Holzparenchym vergesellschaftet, eingebettet. Da nun die Gefässbündel in diesen Fällen seitlich nicht durch weiches Parenchym, sondern durch starres, oft sehr mächtig entwickeltes, mechanisches Gewebe in Verbindung stehen, so kann natürlich dieser starke Holzring nicht der tangentialen Dehnung folgen; das Dickenwachstum des Cambiumringes reicht dazu nicht aus. Allerdings hat der Holzring im Verhältnis zu dem im normalen Stengel vorhandenen bedeutend an Umfang zugenommen, jedoch ist dies schon zu einer Zeit geschehen, wo sich eben noch alle Gewebe des Stengels in einem regen, teilungsfähigen Zustande befanden und infolge des Gallenreizes auch längere Zeit in diesem Zustand verblieben. Während aber in dem oben erwähnten ersten Falle die Gefässbündel selbst schwächer entwickelt erscheinen und auch in ihrer Richtung vielfach abgelenkt sind, wie das früher schon erwähnt wurde, so befinden sich in diesen letzteren Fällen die primären Gefässbündel infolge der Ausbildung des an der Grenze zwischen Mark und weichem Innengewebe auftretenden, sekundären Gefässbündelringes in einer geschützten Lage. Durch das Auftreten zahlreicher markständiger Gefässbündel werden die äusseren Bündel sehr wenig für die Stoffleitung nach dem Inneren der Galle in Anspruch genommen; sie können sich vielmehr weiter normal entwickeln und sogar noch verstärken.

Das ist einerseits für die Festigung der Galle nicht ohne Belang, andrerseits aber wird die Leitungsbahn für die oberhalb der Galle liegenden Sprossteile frei gehalten.

In der typischen Gallenverdickung beruht die eigentliche Volumenzunahme des Stengels auf einer lange andauernden Teilung der Markzellen, anders dagegen in den hier zuletzt erwähnten Fällen. Während nämlich das Markgewebe sich oft nur unbedeutend vergrössert und recht bald verholzt, gelangt im Gegensatz dazu sowohl das Rindengewebe wie das den unregelmässig verlaufenden Hohlraum ausfüllende weiche Innengewebe zur kräftigen Entwicklung.

Dieser Volumenzunahme des weichen Innengewebes kann der Gefässbündelring nur bis zu einem gewissen Grade folgen, es treten vielmehr andere Wachstumsvorgänge in die Erscheinung, die zu einer mehr oder weniger starken Zerklüftung des Holzkörpers führen.

V. Zerklüftung des Holzkörpers.

Sowohl von der Rinde aus, als von Innen her, erscheint der Holzkörper durch einspringendes, weiches Gewebe zerklüftet; diese Spaltung des Holzkörpers äussert sich entweder in einer einfachen Furchenbildung oder in einer völligen Zersprengung des Holzringes in mehrere isolierte Körper.

Der im normalen Stengel auf dem Querschnitt kreisförmige Gefässbündelring ist in der Galle infolge ungleichmässigen Wachstums sowohl des Markgewebes, wie des Holzes anfänglich auf verschiedenen Stellen mehr oder weniger tief eingebuchtet. Dazu kommen nun noch folgende Veränderungen.

A.

Ausschaltung eines einzelnen Gefässbündels aus dem Gefässbündelring.

Ein einzelnes Gefässbündel löst sich aus dem gemeinsamen Verbande los, sein Cambium regeneriert sich auf der Innenseite zu einem geschlossenen Ring, und durch dessen Thätigkeit entsteht ein selbständiger Gewebekörper, isoliert in der Rinde, mit central gelegenem Xylem und peripherischem Phloem.

Anfänglich besitzen die Bündel, welche sich später zu den isolierten, rindenständigen Strängen entwickeln, im Gegensatz zu den noch vollständig normal ausgebildeten primären

Gefässbündeln keine weitlumigen Netzgefässe, sondern nur mehrere Reihen englumigerer Spiral- und Ringgefässe resp. Tracheiden. Zwischen den einzelnen Xylemreihen verlaufen ebenfalls axil gestreckte, aber zartwandige, unverholzte, mit Protoplasma erfüllte Zellen, die nach Aussen zu direkt in das Cambium, nach Innen zu in ein die Erstlingsgefässe begleitendes, ebenfalls zartwandiges, inhaltreiches Gewebe übergehen. Das die Erstlingsgefässe gegen das Markgewebe abgrenzende zarte Gewebe vergrössert sich nun durch starke Teilung, während dagegen vom Cambium aus die Ausgliederung sekundärer Holzelemente nach Innen fast ganz unterbleibt. Dadurch erscheint ein solches Gefässbündel zunächst nur ganz unmerklich aus dem Gefässbündelring herausgeschoben. Die innersten an das Mark grenzenden Zellen des zarten Gewebes verdicken ihre Wandungen, verholzen schliesslich und werden zu einem sekundären, das Mark an diesen Stellen abgrenzenden Gewebe, das sich seitlich direkt an die Holzteile benachbarter Bündel anschliesst.

Schon dadurch wird eine Isolierung des Bündels bedingt; ferner aber verschmilzt das zarte innere Gewebe seitlich mit dem äusseren Phloem und dadurch wird eine vollständige Trennung des Bündels erreicht.

Dies isolierte Bündel wird nun durch die rege Vermehrung der Zellen in dem weichen Gewebe stetig mehr und mehr nach Aussen verschoben. An der Grenze gegen den Holzring, der sich, wie oben gezeigt worden war, nach Ausschaltung des rindenständigen Bündels regeneriert hatte, differenziert sich nun ein Cambium heraus, welches seitlich mit dem normalen Cambium in Verbindung tritt. Durch die Thätigkeit dieses Cambiums wird ferner Holz und nach Aussen Phloem erzeugt.

Kehren wir nun zur weiteren Entwicklung des rindenständigen Bündels selbst zurück. Hier erfolgt zunächst die

Ausgliederung sekundären Xylems auf der Innenseite des primären Holzes aus dem zartwandigen Gewebe, und ebenso schliesst sich der Cambiumring allmählig vollständig um das Bündel und entwickelt nunmehr regelmässig weiter nach Aussen Phloem, nach Innen Xylem. Ein Bastbelag ist natürlich nur auf der äusseren Peripherie in Form des ursprünglich primären vorhanden, während nach Innen zu das Phloem nicht von Bastbelägen begleitet wird. So verlaufen also schliesslich ziemlich weit ausserhalb des geschlossenen Holzkörpers im Rindengewebe isolierte Holzpartien mit eigenem Dickenwachstum; der Holzring ist oft an dieser Stelle gar nicht zerklüftet. Wenn dagegen infolge unregelmässigen Wachstums der Gefässbündelring auf einer solchen Stelle eine Einbuchtung aufwies, und das die Einbuchtung begrenzende Gefässbündel sich ausgezweigt hat, so erscheint dann hier der Holzring durch eine oft ziemlich breite Furche zerklüftet, in der, eingebettet zwischen weichem Rindengewebe, der isolierte Holzkörper deutlich zu erkennen ist.

B.

Bildung von Partialcambiumringen.

Ausser den eben beschriebenen Wachstumsvorgängen, die gewöhnlich nur zur Ablösung einzelner Gefässbündel führen, im allgemeinen aber den Holzkörper wenig verändern, treten noch andere, sehr bedeutende Abweichungen in der Ausbildung des Holzkörpers auf; daher erscheint dann derselbe nicht nur durch zahlreiche, einspringende Furchen tief gelappt und zerklüftet, sondern er wird vielmehr in mehrere selbständige Gewebekörper allmählich zersprengt.

Bei diesen Zerklüftungsvorgängen spielt der sekundäre Holzring, welcher das Mark gegen das den inneren Hohlraum

auskleidende Gewebe nach Innen zu abgrenzt, eine sehr wesentliche Rolle.

Die Zerklüftungsvorgänge lassen sich gewöhnlich in dem unteren Teil der Gallen, wo sie noch verhältnismässig schwach in die Erscheinung treten, am besten beobachten, und man kann auf successiven Querschnitten nach Oben zu die allmählich weiter fortschreitende Zerklüftung in ihren verschiedensten Stadien verfolgen. Ein sehr geeignetes Objekt für diese Studien boten Serienschnitte durch Gallen von *H. tridentatum*. Es ergaben sich hierbei folgende Resultate.

Im untersten Teil der Verdickung machen sich schon hier und da geringe Einbuchtungen im äusseren Gefässbündelring bemerkbar. Die zwischen den Einbuchtungen liegenden Gewebepartien des Holzkörpers grenzen bogenförmig mit convexen Flächen an das Rindengewebe. In ganz ähnlicher Weise sieht man von dem inneren sekundären Gefässbündelring den Markkörper begrenzt; es wechseln Einbuchtungen mit convex gegen das weiche Innengewebe vordringenden Partien ab. Gewöhnlich stehen die äusseren Einbuchtungen den inneren gegenüber, so dass schon dadurch der Holzkörper in mehrere, allerdings noch vollständig zusammenhängende Zonen geteilt erscheint (Fig. 8 u. 9). Weiter nach Oben liegende Schnitte zeigen, wie sich allmählich einzelne dieser Einbuchtungen einander nähern, sodass man leicht Stadien antrifft, wo das äussere Cambium von dem Cambium der inneren Bündel nur noch durch wenige Zelllagen getrennt wird (Fig. 13).

In einem späteren Stadium treten endlich die Cambien zweier auf diese Weise einander genäherten Einbuchtungen durch entsprechende Teilungen in Verbindung. Auf diese Weise ist also eine radiale Durchquerung des Holzkörpers durch einen Cambiumstreifen an einer Stelle zu Stande gekommen. Infolge gesteigerter Thätigkeit des Cambiums wird in diese Kluft hinein besonders stark Phloem und Rinden-

parenchym entwickelt, so dass der Holzkörper zuletzt durch eine ziemlich breite Zone weichen Gewebes auseinandergetrieben erscheint (Fig. 10). Nach und nach sieht man noch an mehreren Stellen das äussere Cambium mit dem inneren auf die gleiche Weise verschmelzen, sodass schliesslich mehrere grössere oder kleinere Partialcambien gebildet werden.

Die Partialcambien entwickeln in der Folge ebenfalls ganz regelmässig nach Innen zu Xylem, nach Aussen Phloem; das letztere geht direkt in die umgebenden weichen Parenchymmassen über.

Der ursprünglich geschlossene Holzkörper hat sich demnach in mehrere, selbständige, ein eigenes Dickenwachstum aufweisende Gewebekörper gegliedert, die einem weichen Gewebe eingebettet sind (Fig. 11 u. 12). Dieses letztere ist durch Verschmelzen des Rindengewebes mit dem weichen Innengewebe entstanden und bildet nun durch intensive Zellenvermehrung wesentlich die Volumenzunahme der Verdickung. Da dies weiche Gewebe keine besonderen Unterschiede auf der Aussenseite, wie Innenseite aufweist, und man das äussere weiche Gewebe natürlich als Rinde bezeichnen muss, so wären also die an den innen verlaufenden Hohlraum grenzenden Parenchymmassen mit Recht als die innere Rinde zu bezeichnen, zumal auch die innerste Schicht sich, wie früher gezeigt wurde, zu einer Epidermis regeneriert.

Eine gewisse Analogie mit den Zerklüftungserscheinungen in den Gallen findet man nach den Untersuchungen von MEYER[1]) und HARTWICH[2]) in den Knollen von *Aconitum heterophyllum.*

---

[1]) A. MEYER: „Ueber Aconitum Napellus L. und seine wichtigst. nächst. Verwandt." Archiv d. Pharmac. 1881. (219.) Heft 4. p. 269—71.

[2]) HARTWICH: „Ueber einige b. Aconit. Knollen beobacht. Abnormit." Bot. Centralbl. 1897. Bd. LXX. No. 3. p. 118—20.

Aehnliche anatomische Verhältnisse erwähnen ferner noch für *Sedum maximum* und *Sedum Telephium* IRMISCH[1]) und KOCH[2]).

Diese derart erfolgte Bildung von Partialcambien war mehr oder weniger deutlich noch in einzelnen Gallen von *H. umbellatum*, sowie in einem Falle von *H. boreale* zu beobachten, ausserdem traten in allen Gallen mit zerklüftetem Holzkörper Hand in Hand mit den eben beschriebenen Zerklüftungserscheinungen folgende Vorgänge auf.

Durch eine sich tief in den Holzkörper erstreckende Furchenbildung können grössere oder kleinere Holzmassen losgesprengt werden.

Die Furchenbildung beruht entweder auf einem Eindringen der Rinde in Form von Leptomkeilen oder auf dem Eindringen zarter Gewebestreifen zwischen die verholzten Elemente vom Cambium aus. An vielen Stellen treten endlich noch beide Erscheinungen gemeinsam auf.

Um eine Uebersicht über die Mannigfaltigkeit der dadurch hervorgerufenen Zerklüftungserscheinungen zu gewinnen, sollen im Folgenden einige Typen besprochen werden.

---

1. Wie schon oben erwähnt wurde, verläuft der Cambiumring auf dem Querschnitt nicht mehr kreisförmig, sondern sein Verlauf entspricht einer vielfach gelappten Figur. Die Einbuchtungen haben sich oft ziemlich tief ausgeweitet und sind

---

[1]) IRMISCH: „Einige Bemerkungen über *Sedum maximum*." Bot. Ztg. 1855. p. 253.

[2]) LUDWIG KOCH: „Entwicklung der Crassulaceen." Inaug.-Diss. Heidelberg 1879.

von Leptom und Rindenparenchym ausgefüllt. Da das in diesen Furchen zur Entwicklung kommende, weiche Rindengewebe einer besonders starken Zellvermehrung fähig ist im Gegensatz zu den angrenzenden, bald verholzenden Elementen des Holzkörpers, so wird an solchen Stellen schliesslich ein tief einspringender Keil den Holzkörper zerklüften.

Wie bereits früher erwähnt wurde, treten im Mark zerstreut, sowie auch im Anschluss an primäre Gefässbündel concentrisch gebaute Bündel mit central gelegenem Phloem auf. Diese markständigen Bündel können nun auch ihrerseits zu ziemlich bedeutenden, selbständigen Gewebekörpern heranwachsen, wobei vorzugsweise eine Vermehrung des Phloems erfolgt. Vielfach treten nun die Siebteile solcher Bündel mit den von der Rinde aus einspringenden Keilen weichen Gewebes in Verschmelzung, sodass auch dadurch eine Verlängerung der Furche nach Innen zu herbeigeführt wird.

In dieser Weise kann die Furchenbildung sich immer tiefer in den Holzkörper erstrecken, bis nach und nach das weiche Gewebe des einspringenden Keiles das den centralen Hohlraum ganz oder teilweise erfüllende weiche Parenchym erreicht. Dann erscheint der Holzkörper an diesen Stellen in der That durch eine breite Furche gleichsam zerschnitten.

---

2. Wenn durch zwei in einem spitzen Winkel auf einander zustrebende Leptomkeile eine grössere oder kleinere Holzpartie eingeschlossen wird, so hängt dieselbe schliesslich nur noch durch wenige Zelllagen mit dem übrigen Teil des Holzkörpers zusammen. Da das ununterbrochen längs der Furchenschenkel sich hinziehende Cambium regelmässig nach Innen radial angelegte Holzelemente ausgegliedert hat, so macht sich hier schon deutlich eine radiale Anordnung der Zuwachsprodukte

um ein neues, innerhalb des eingeschlossenen Holzkörpers liegendes Centrum bemerkbar. Sobald nun die völlige Lossprengung des Gewebekörpers erfolgt ist, und dann die eindringenden Leptomkeile an der Sprengungsstelle mit einander in Verbindung treten, so wird der losgesprengte Gewebekörper durch starkes Wachstum der dazwischen liegenden weichen Gewebemassen ziemlich weit in die Rinde hinein verschoben. So kann man öfter derart losgesprengte, grössere oder kleinere Gewebekörper vor oder innerhalb breiter, einspringender Furchen weichen Gewebes finden.

Die losgesprengten Gewebemassen vervollständigen auch hier ihren Cambiumring und sind demnach allseitig von einer Phloemzone umgeben.

Sehr schwache Bastfaserbeläge sieht man ebenfalls nur den ursprünglich primären Gefässbündeln vorgelagert.

---

3. Eine besondere Art von Furchenbildung in den Holzkörper hinein hat ihren Ausgang nicht, wie in den bisherigen Typen, in einem Zurückbleiben des Holzkörpers an gewissen Stellen und dem dafür erfolgenden Eindringen von Leptomkeilen, sondern beruht vielmehr auf der Entwicklung von teilungsfähigem Parenchym vom Cambium aus zwischen die toten Elemente des Holzes. Die Bildung dieses Dilatationsparenchyms liess sich in folgenden Stadien beobachten.

An einzelnen Stellen erscheint der Holzkörper durch mehrere Reihen unverholzter Parenchymzellen unterbrochen, die genau in der Fortsetzung der zu Reihen angeordneten Holzelemente stehen, die mithin durch die Thätigkeit je einer Cambiumzelle nach Innen zu gebildet wurden (Fig. 4).

An anderen Stellen wiederum bilden die zuletzt entwickelten Holzelemente gegen das Cambium hin nicht eine

gleichmässige Begrenzungsfläche, sondern dieselbe ist infolge ungleicher Holzbildung mehr oder weniger durch kleine Einsprünge unregelmässig gestaltet

In einzelnen Fällen keilt sich deutlich zwischen radial auseinander weichende Holzelemente zartwandiges, teilungsfähiges Gewebe ein (Fig. 6).

Endlich erblickt man die sonst derbwandigen, verholzten Markstrahlzellen an gewissen Stellen unverholzt, dünnwandig und in Teilung begriffen. (Fig. 7).

Diese zwischen den verholzten Elementen eingelagerten Zellen gehen nun eine sehr rege Zellteilung ein, sodass dadurch eine Vergrösserung des eindringenden weichen Gewebes sowohl in radialer, wie seitlicher Richtung erfolgt, die schliesslich ebenfalls zu einer Zersprengung des Holzkörpers führt. Dieser Art Furchen verlaufen hauptsächlich in radialer Richtung längs der ursprünglichen Markstrahlen. Jedoch sieht man auch unregelmässig in anderen Richtungen verlaufende Dilatationskeile.

Allmählich setzt auch hier längs der einspringenden Furchen das Cambium von Aussen hin sich fort und gliedert dann regelmässig an das schon vorhandene Holz neue Elemente in radialen Reihen an und nach der Furche hin Phloem, sodass schliesslich auch solcher Art entstandene Furchen ganz ähnlich denjenigen Furchenbildungen werden, die durch direkt einspringende Leptomkeile verursacht werden. Da die so losgesprengten Holzkörper sich also ebenfalls wieder mit einem Cambium und Phloembelag ringsherum umgeben, so kann man in älteren Stadien nicht mehr entscheiden, auf welche Weise die Zerklüftung vor sich gegangen ist. Zuerst erscheinen dieser Art losgesprengte Holzkörper allerdings unregelmässiger in ihrem Querschnittsbild, sie runden sich aber bald infolge sekundärer Holzbildung ab.

Die in den Gallen auftretenden Zerklüftungen des Holzkörpers haben eine sehr grosse Aehnlichkeit mit denen gewisser anormal gebauter Lianenstämme aus den Familien der *Acanthaceen* (spez. den *Mendoncioideen* und *Thunbergioideen*) und der *Sapindaceen*[1]).

In wie weit allerdings auch in biologischer Hinsicht die gegenseitige Analogie übereinstimmt, will ich dahingestellt sein lassen.

Der zerklüftete Lianenstamm[2]) hat hauptsächlich im Sinne einer erhöhten Zug- und Druckfestigkeit seinen Holzkörper in mehrere, durch weiches Gewebe mehr oder minder vollständig getrennte Stränge zerklüftet und ist also entsprechend einem gedrehten Seil construiert.

SCHENCK[3]) nimmt an, dass der Anstoss zur Zerklüftung im Wesentlichen durch Neubildungen im Mark gegeben wird, die als „innere Wachstumsreize" wirken, während äussere Faktoren, wie Torsionen oder starke Biegungen zuerst weniger in Betracht kommen dürften.

Für die in den Gallen auftretenden Zerklüftungserscheinungen hätte diese SCHENCK'sche Annahme begründete Berechtigung, da in mechanischer Beziehung doch wohl kaum so bedeutende Anforderungen an den Holzkörper gestellt werden, dass sich dadurch eine völlige Zersprengung desselben erklären liesse. Wie dem nun auch sei, vom ana-

---

1) Vergl. folg. Arbeiten: SCHENCK: „Beiträge zur Anatomie d. Lianen." Jena 1893; „Ueber d. Zerklüftungsvorg. in anorm. Lianenstämmen." Pringsh. Jahrb. Bd. 27. 1895.

GILG: „Ueber d. Anatomie d. Acanthaceengattung Afromendoncia und Mendoncia." Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 11. 1893.

RADLKOFER: „Sapindaceae." Natürl. Pflanzenf. III. Teil 5. Abt. p. 282—3.

2) HABERLANDT: Pflanzenanatomie 1896. p. 524.

3) SCHENCK: l. c. Pringsh. Jahrb. 1895. Bd. 27. p. 591.

tomischen, beziehungsweise entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus betrachtet, zeigen sich beiderseits im grossen Ganzen dieselben anormalen Wachstumserscheinungen. Hier sowohl, wie dort, sieht man infolge ungleichmässigen Wachstums den Holzkörper durch einspringende Leptomkeile oft sehr tief und unregelmässig gelappt, ja sogar schon dadurch unter Umständen zersprengt[1]).

Im übrigen konnte ich auch hier die Bildung eines ähnlichen Dilatationsparenchyms nachweisen, wie dies in den oben erwähnten Arbeiten von SCHENCK und GILG angegeben wird, jedoch muss ich bemerken, dass dies verhältnismässig seltener zu constatieren war, dagegen beteiligten sich hier und da die im Innern auftretenden Phloemcomplexe an der Dilatation.

Für die Annahme SCHENCK's[2]), dass auch bereits verholzte Elemente, wie Markstrahlzellen oder Belagzellen von Gefässen in teilungsfähiges Dilatationsparenchym auswachsen können, habe ich hier keine Beläge gefunden.

---

[1]) Vergl. HABERLANDT: l. c. p. 525.
SCHENCK: l. c. p. 581.
GILG: l. c. p. 352—54.

[2]) SCHENCK: l. c. p. 582.

Vorliegende Arbeit wurde im Laboratorium des botanischen Gartens zu Breslau ausgeführt.

Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer

Herrn Professor Dr. Ferdinand Pax

für die mir während meiner Universitätsstudien zu jeder Zeit bereitwilligst gewährte Unterstützung und Belehrung auch an dieser Stelle meinen herzlichsten und aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. Ein Teil des sekundär entstandenen inneren Gefässbündelringes (s. gf.), welcher das Markgewebe nach Innen zu gegen das die Eihöhlung ausfüllende weiche Innengewebe begrenzt.

Fig. 2. Querschnitt durch die Wandung einer Gallenkammer. Zwischen ziemlich isodiametrischen, getüpfelten Sklereiden verlaufen sehr unregelmässig Gefässe mit mannigfaltiger Wandverdickung und Tüpfelung.

Fig. 3. Innere Epidermis (ep). Trichome sind nicht gezeichnet. Das zwischen dem inneren sekundären Gefässbündelring (s. gf.) und der nach Innen zur Entwicklung gelangenden Epidermis (ep) befindliche weiche Parenchym ist analog dem äusseren Rindengewebe ausgebildet.
ph. Phloem; x. Xylem; m. Mark.

Fig. 4—7. Das sich zwischen dem Xylem der primären Bündel ausbildende Dilatationsgewebe. In Fig. 4 wird an Stelle von Holzelementen vom Cambium aus zartes Parenchym entwickelt, ebenso in Fig 5, woselbst das weiche Gewebe infolge reger Teilung auch seitwärts zwischen die Xylemelemente eindringt. Fig. 6 zeigt das weiche Gewebe keilförmig zwischen die Zellenzüge des Xylems eindringend. In Fig. 7 endlich erscheint ein Markstrahl aus teilungsfähigem Gewebe bestehend.

Tafel II.

Fig. 8—12. Querschnittbilder durch eine Galle von H. tridentatum. Dieselben zeigen die allmähliche Zerklüftung und das Auftreten mehrerer selbständiger Gewebekörper infolge Bildung von Partialcambien.

Die innere Epidermis gliedert in den inneren Hohlraum hinein verschiedenartig gebaute Trichome aus. (Fig. 11 u. 12.)

Fig. 13. Der äussere primäre Gefässbündelring (p. gf.) ist von dem inneren sekundären Ring (s. gf.) nur noch durch wenige Zellreihen getrennt.
m. Markgewebe.

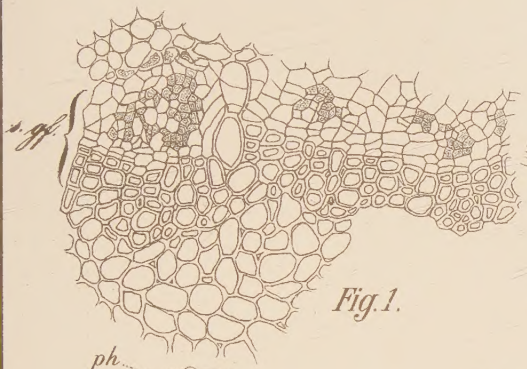

Fig. 1.

Fig. 2.

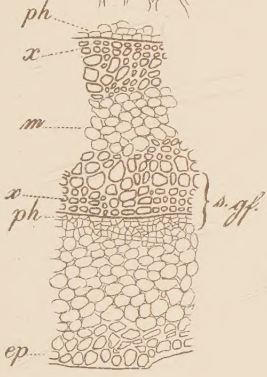

Fig. 3.

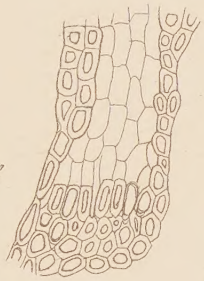

Fig. 4.

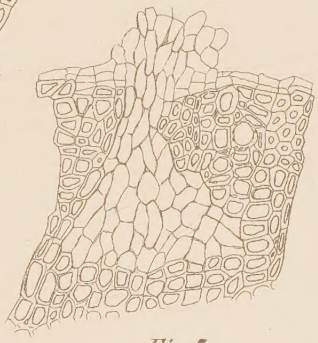

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Lith. Anst. u. Steindr. v. Paul Springer, Breslau.

Fig. 8.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 9.

Fig. 12.

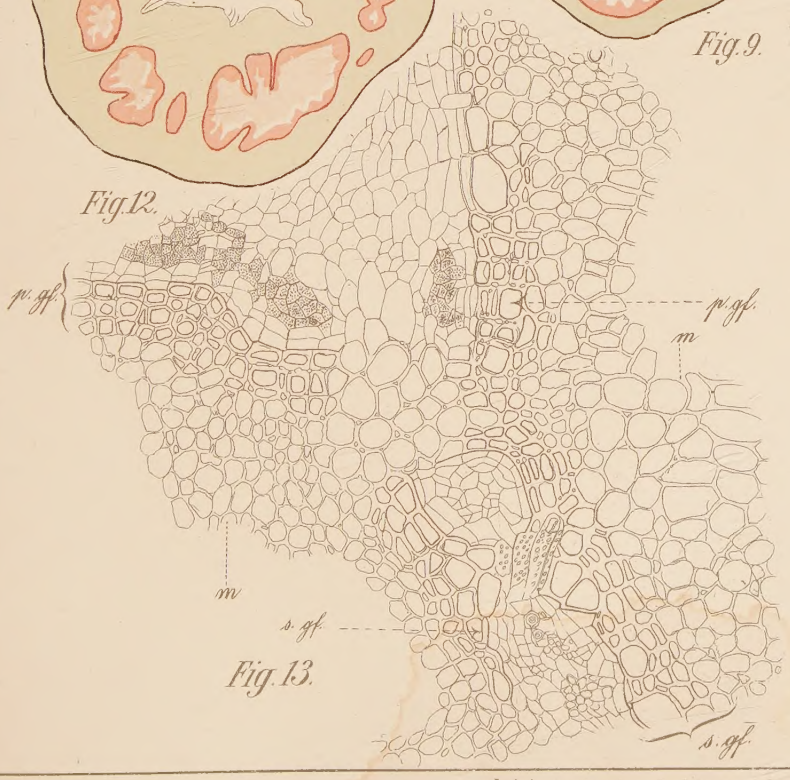

Fig. 13.

Lith. Anst. u. Steindr. v. Paul Springer, Breslau.